REPRODUCCION Y DESARROLLO DE: BATRACHYLA ANTARTANDICA (BARRIO) (Anura, Leptodactylidae).

• J. R. FORMAS
•• E. PUGIN

I. INTRODUCCION

Varias especies de anuros ponen sus huevos fuera del agua. Este hecho trae como consecuencia una serie de modificaciones adaptativas de los embriones en desarrollo. En Chile, algunas especies de sapos depositan sus huevos en terreno vegetal húmedo. Entre ellos se encuentran Rhinoderma darwinii Dumeril y Bibron (Wilhelm, 1927-32; Pflaumer, 1935), Eupsophus taeniatus Girard (Capurro, 1958; Cei & Capurro, 1958), Batrachyla leptopus Bell (Schmidt, 1954) e Hylorina sylvatica Bell (Barrio, 1967). Las adaptaciones embrionarias implicadas en un desarrollo relativamente independiente del agua han sido sólo descritas en Eupsophus taeniatus Girard, Batrachyla antartandica Barrio realiza su oviposición en la vegetación briofítica y la eclosión de las larvas se realiza dentro de un período variable (Barrio, 1967). Su desarrollo y los procesos adaptativos relacionados con él no han sido descritos todavía.

En el presente trabajo se describen las diferentes etapas del ciclo de desarrollo de Batrachyla antartandica Barrio, y se analizan las adaptaciones que en él se producen. Se agregan además algunas observaciones acerca de la repro-

ducción.

II. MATERIAL Y MÉTODOS

Adultos, larvas y huevos fueron colectados en los alrededores del cerro Mirador, en la cordillera Pelada (40 kms al oeste de la ciudad de La Unión, provincia de Valdivia, Chile) durante 1968-69. Este nuevo lugar de hallazgo permite ampliar su distribución geográfica. Los oocitos, para el estudio del desa-

^{*}Instituto de Zoología *Instituto de Embriología, Universidad Austral de Chile, Casilla 567 - Valdivia.

rrollo embrionario, se obtuvieron de hembras maduras a las cuales se les abrió la cloaca con una pinza y luego se les presionó el vientre. La fecundación de los oocitos así obtenidos se hizo según el método descrito por Jorquera & Izquierdo (1964). De los "clusters" colectados en el terreno se obtuvo el resto de los embriones. Algunos de ellos se cultivaron en solución de Holtfreter al 10% a 18°C y con recambio de medio cada 24 horas. Estos cultivos realizados en condiciones constantes sirven para conocer la duración de cada fase en las cuales se ha dividido el desarrollo embrionario. El resto de los embriones se mantuvo en un lecho de musgo colocado sobre el agua. La fijación de larvas y embriones se hizo en solución de Smith (Rugh, 1948).

Los estados de la metamorfosis se han referido a la tabla de TAYLOR & KOLLROS (1946). Los colores de larvas y juveniles se midieron según la tabla

decimal de Paclt (1958).

Las medidas de las observaciones están dadas en valores promedios.

III. REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

A. Reproducción.

Callosidades sexuales pigmentadas en el primer y segundo dedo de las manos se han observado en machos colectados en diciembre de 1968 y marzo de 1969. Las callosidades se extienden en el primer dedo en la superficie dorsal e interna; en el segundo, están colocadas en el borde interno de la falange proximal, formando una delgada línea de queratinizaciones que cubren toda la longitud de esta falange. Las cornificaciones nupciales del segundo dedo son mucho más tenues que las del primero y se desprenden con facilidad en los líquidos conservativos. En material fijado, la presencia de callosidades sexuales en el segundo dedo se ha comprobado en 7 machos de un total de 20 ejemplares examinados. Los testículos de los machos adultos en el período de la reproducción miden 8,98 mm de largo (rango 7,20-10,50 mm) y 2,74 mm de ancho (rango 1,80-3,40 mm.).

La cópula ha sido observada una sola vez y durante ella el macho abraza

a la hembra con un fuerte "amplexus" axilar.

Los huevos, que probablemente son puestos en fases sucesivas, son depositados fuera del agua en la vegetación marginal (Sphagnum sp.) de pequeñas vertientes. El tamaño de los «clusters» fluctúa entre 45 y 61 huevos. De una hembra colectada en diciembre de 1968 se pudieron contar 69 oocitos en tránsito por los oviductos y el «útero». Los huevos con cápsula individual de gelatina están adheridos unos con otros y no todos están directamente unidos a la vegetación que los sostiene. Posturas espontáneas se observaron en diciembre de 1968 (28 y 56 oocitos) y en marzo de 1969 (61 oocitos).

B. Desarrollo.

El ciclo completo del desarrollo de Batrachyla antartandica Barrio se realiza en dos fases: la primera en el medio terrestre y la segunda en el agua. En

tierra se cumplen todas las fases del desarrollo embrionario y los primeros estados de la metamorfosis. En el agua se realizan los restantes períodos del desarrollo larvario.

A continuación se describen las etapas del ciclo de desarrollo que se cumplen en el medio terrestre.

a) Descripción del desarrollo embrionario y las primeras etapas de la metamorfosis.

El ciclo de desarrollo embrionario (desde el oocito sin fecundar hasta la implantación del sifón) se ha dividido para su descripción en 10 estados claramente identificables por su morfología externa.

Estado 1. Oocito sin fecundar. 0 horas.

Los oocitos esféricos, de superficie regular, miden 3,50 mm. de diámetro (rango 3,00-4,00 mm). El hemisferio animal presenta pigmentación café uniforme y el hemisferio vegetativo tiene una coloración cenicienta. Entre ambos existe una zona de transición grisácea. En el polo animal en medio del área pigmentada, una pequeña zona sin pigmentación con un punto oscuro en el centro indica el lugar de expulsión del primer corpúsculo polar. El oocito con su respectiva cápsula tiene un diámetro de 6,45 mm. (rango 4,30-9,00 mm).

Estado 2. Segmentación inicial. 3 a 7 horas.

Desde la aparición del primer surco de segmentación hasta que se completa el cuarto surco.

El primer surco de segmentación meridional comienza a formarse a las tres horas después de la fecundación y se cierra 60 minutos más tarde, antes de la iniciación del segundo surco. Este último se completa a las cinco horas de desarrollo, sin que comience todavía la formación del tercer surco. Un poco sobre el ecuador, comienza a formarse este tercer surco que termina por cerrarse a las 5.45 horas. A las 6.15 horas, se ve el cuarto surco vertical que se extiende más allá del tercero en dirección al polo vegetativo. Antes de que se complete el cuarto surco, aparecen en los blastómeros del polo animal nuevas hendiduras correspondientes al quinto surco de segmentación.

Estado 3. Segmentación avanzada. 7 a 17 horas.

Desde la aparición del quinto surco de segmentación hasta la aparición del labio dorsal del blastoporo.

Con el avance de la segmentación, se observa una clara diferencia de tamaño entre las blastomeras del polo animal y del polo vegetativo. En blástulas tempranas, el tamaño de las macrómeras es dos a tres veces mayor que el de los micrómeros. La forma externa de las blastómeras es poco regular. Las divisiones de segmentación van reduciendo progresivamente el tamaño de las células. No se producen durante este período modificaciones importantes en la distribución del pigmento con respecto a los estados anteriores.

Estado 4. Gastrulación. 17 a 30 horas.

Desde la aparición del labio dorsal del blastoporo hasta que aparece la placa neural.

En la zona intermedia por debajo del ecuador aparece una concentración lineal de pigmento que indica el lugar de origen del labio dorsal. Este aparece como una hendidura lineal que se extiende y arquea en sentido ventral hasta completar un círculo de 2,45 mm de diámetro. Este encierra toda el área menos pigmentada del hemisferio vegetativo. Después de formado el blastoporo circular, se inicia su contricción dando lugar finalmente al tapón vitelino. Fig. 1; 1, 2.

Estado 5. Placa neural. 30 a 41 horas.

Desde que aparece la placa neural hasta que se forman los pliegues neurales.

Cuando el tapón vitelino tiene un diámetro de 0,5 mm aparecen líneas de pigmento oscuro que indican la aparición de la placa neural y del surco medio. A medida que avanza la contricción del blastoporo, un relieve marginal va delimitando claramente los bordes de la placa neural. Esta, presenta una porción cefálica ensanchada y una parte media y caudal más estrecha y aplastada. En estas dos últimas partes se va notando el aparecimiento de un surco medio que se extiende lentamente desde el blastoporo hacia la porción cefálica de la placa neural. Al final de este estado desaparece el tapón vitelino y la placa neural alcanza una longitud de 2,55 mm que comienza a modificar la forma esférica del embrión. Fig. 1; 3.

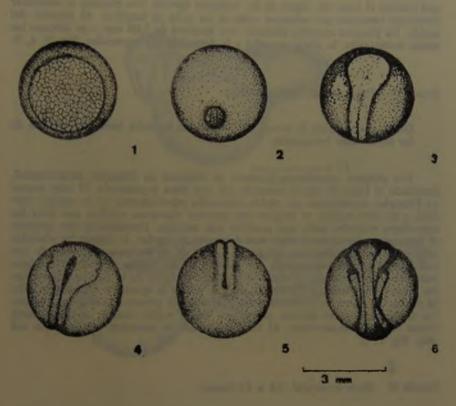


Fig. 1. Estados iniciales del desarrollo embrionario de Batrachyla antartandica (ver texto).

Estado 6. Pliegues neurales. 41 a 58 horas.

Desde que se inician los pliegues neurales hasta que toman contacto entre si en toda su longitud.

El surco medio de la placa neural progresa terminando en la región cefálica en una depresión más ancha y profunda. Mientras esto sucede, los bordes de la placa se engruesan y se hacen más prominentes llegando a formar los pliegues neurales. La porción cefálica ensanchada comienza a alargarse y a hacerse más rectangular; aparecen en ella dos zonas laterales intensamente pigmentadas

que indican el lugar de origen de las vesículas ópticas. Los pliegues al continuar creciendo terminan por adosarse entre sí en toda su longitud. Al término del estado, los pliegues neurales alcanzan una longitud de 3,00 mm y se esbozan las placas branquiales, la placa sensorial y la depresión del estomodeo. Fig. 2; 4, 5.

Estado 7. Tubo neural. 58 a 64 horas.

Desde que se inicia la sutura de los pliegues neurales hasta la aparición de las hendiduras branquiales.

Los pliegues neurales en contacto se fusionan en dirección céfalo-caudal, quedando el lugar de sutura marcado por una línea pigmentada. El tubo neural va formado, experimenta un rápido desarrollo especialmente en la región cerebral, y de esta manera se origina una marcada curvatura cefálica que lleva las estructuras rostrales hacia una posición más anterior. Dorsalmente con respecto al estomodeo, que aparece como una depresión triangular, se ubican las placodas olfativas y las prominencias ópticas. El esbozo de las ventosas está marcado por una leve hendidura pigmentada que termina en dos fositas ubicadas ventrolateralmente en relación con el estomodeo. A ambos lados de la cara se desarrollan las placas branquiales, y, detrás de ellas, se señala la aparición del «cuello». En la región del tronco se evidencian externamente los primeros somitos y aparecen los abultamientos del sistema pronéfrico. En la región caudal, el tubo neural forma un brote ensanchado. Al final del estado se completa la formación del ano. Fig. 1; 6.

Estado 8. Placa branquial. 64 a 84 horas.

Desde la aparición de las hendiduras branquiales hasta que aparece el primer brote branquial.

Durante este período el embrión crece rápidamente en sentido céfalo-caudal y se comprime en sentido lateral. El abdomen se hace más ovoídeo y se delimitan claramente la cabeza, el tronco y la cola. En la cabeza, se acentúan las estructuras descritas en el estado anterior y se pueden reconocer externamente las vesículas encefálicas primarias. Las ventosas aparecen como prominencias ovaladas en posición ventro-lateral con respecto al estomodeo. Las placas branquiales se encuentran subdivididas en arcos por la formación de surcos branquiales que las cruzan en sentido dorso-ventral. Por detrás de las estructuras anteriormente descritas, aparece un «cuello» bien delimitado. En la región del tronco aumenta el número de somitos y el sistema pronéfrico se hace más notorio. El brote caudal se alarga y aplana; la aleta media todavía engrosada se extiende desde la vesícula encefálica posterior hasta el ano. Al término del estado, los embriones están curvados en sentido lateral y giran lentamente dentro de la cápsula de gelatina. Su longitud es de 7,66 mm. Fig. 2; 1.

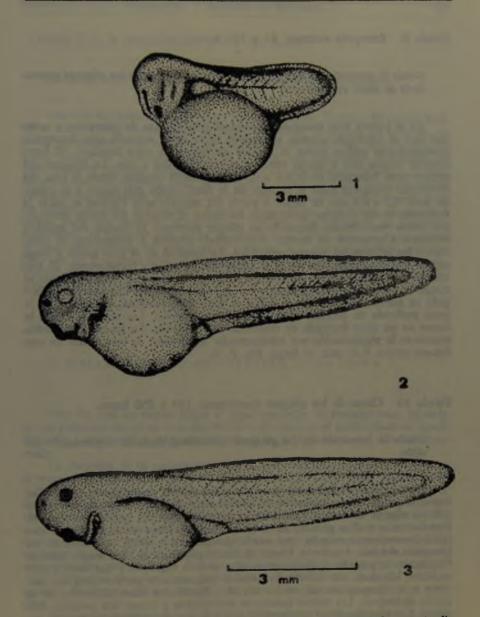


Fig. 3 Estados avanzados del desarrollo embrionario de Batrachyla antartandica (ver texto). 2 y 3 están en la misma escala.

Estado 9. Branquias externas. 84 a 180 horas.

Desde la aparición del primer brote branquial hasta que los pliegues operculares se unen ventralmente.

En el primer arco branquial aparece el primer brote de branquias, y antes que éste se subdivida aparece el segundo brote en el segundo arco branquial; posteriormente ambos brotes se dividen en ramas de corta longitud. El brote anterior origina tres a cuatro ramas y el posterior dos a tres. La longitud del primer ramo branquial es de 0,4 a 0,5 mm de largo (medido desde la base del pedúnculo branquial hasta el extremo de la ramificación más larga) y el segundo mide 0,2 a 0,3 mm de largo. A partir del segundo arco visceral se inicia la formación de los pliegues operculares, los cuales al término del estado terminan por unirse ventralmente formando un pliegue continuo. El cuerpo del embrión comienza a aplanarse en sentido dorsoventral; empieza a desaparecer el «cuello», y los relieves del sistema pronéfrico. La longitud de la cola iguala y luego supera a la del cuerpo: las aletas se hacen más delgadas y transparentes. El ano termina por ubicarse a la derecha del cuerpo. En la región del estomodeo se rompe la membrana bucofaríngea y la boca aparece como una depresión alargada en sentido lateral. Esta se rodea de un relieve marginal y presenta en la parte profunda un proceso lateral y dos ventrolaterales. Las ventosas tienen la forma de un cono truncado de desarrollo poco notable. En los ojos se pueden reconocer la pigmentación por transparencia. Al término de este estado los embriones miden 9,10 mm de largo. Fig. 2; 2.

Estado 10. Cierre de los pliegues operculares. 180 a 250 horas.

Desde la formación de los pliegues operculares hasta la implantación del sifón.

Después que los pliegues operculares se reúnen ventralmente, continúan creciendo, comienzan a fusionarse en sentido dorso-ventral y terminan por unirse con un pliegue de menor desarrollo formado a partir del sexto arco visceral. Esta fusión se realiza primero en el lado derecho y cubre las branquias de este lado. Generalmente cuando esto sucede desaparecen también externamente las branquias del lado izquierdo. Luego, la sutura sobrepasa la línea media dejando finalmente un pequeño orificio que se abre al lado izquierdo y que corresponde al sifón. Mientras esto sucede continúa el aplanamiento dorso-ventral del embrión y la desaparición del cuello. El tubo digestivo se hace asimétrico en la región abdominal. Las fositas nasales se profundizan y toman una posición más dorsal. Las cápsulas óticas son prominentes y la córnea transparente permite observar la retina y el cristalino. Al final de este estado los embriones miden 10,57 mm de longitud. En algunos de los embriones del cultivo se observa la eclosión. Fig. 2; 3.

- Estado I de la metamorfosis. 250 a 444 horas.

Desde la implantación del sifón hasta que se produce la eclosión.

Una vez implantado el sifón comienza el desarrollo larvario. El primer estado se realiza íntegramente fuera del agua, dentro de la cápsula de gelatina, en larvas mantenidas sobre un lecho de musgo colocado sobre una delgada capa de agua. Aunque la estructura general de la boca está claramente delimitada, su disco bucal es pequeño, estando las papilas y los dientecillos córneos muy poco desarrollados. Se observan cerca de la lámina caudal depósitos blanquecinos de sustancias de naturaleza granular. Las ventosas se reconocen perfectamente, pero los bordes de ellas comienzan a hacerse poco nítidos. Las larvas en estado I miden 14,00 mm de largo. Comienzan a esbozarse los brotes de los miembros posteriores. Al finalizar esta etapa se realiza la eclosión. Esta se produce por bruscas contracciones del cuerpo y la cola, sin que exista disolución capsular. Una vez en el terreno húmedo, se deslizan hasta el agua mediante bruscos movimientos del cuerpo y cola. Allí permanecen la mayor parte del tiempo escondidas en el fondo fangoso.

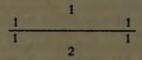
b) Metamorfosis y descripción de la larva.

Una vez que las larvas llegan al agua continúan la metamorfosis, iniciada en sus primeras etapas en el medio terrestre. Es aquí en el medio acuático donde *Batrachyla antartandica* Barrio completa la segunda fase de su ciclo de desarrollo.

La duración de la metamorfosis no ha sido aclarada totalmente aún, pero al respecto se han realizado algunas observaciones. Estados finales de ella (XXI y XXII) se han obtenido en el laboratorio a comienzos de septiembre de 1968, llegando un ejemplar al último estado (XXV) a fines de mes. Larvas muy jóvenes (estados III y IV) colectadas en marzo de 1969 alcanzan el estado XIV a comienzos de junio del mismo año. En la época de colecta de las larvas anteriormente citadas (marzo, 1969) se capturaron dos ejemplares con metamorfosis «a término», la que completaron en el laboratorio pocos días después. Uno de estos animales mide 16 mm de largo, reconociéndose ya el patrón ventral de dibujo. Manchas de color oscuro destacan con claridad sobre un fondo de color amarillo (2 flavus). En los muslos y el vientre se aprecian granulaciones muy finas.

Para hacer la descripción de la larva, el estado III se ha considerado como suficiente, pues casi todas presentan el mismo aspecto, a excepción de diferencias en el tamaño y la diferenciación del miembro posterior. Las larvas tienen un color café oscuro en la parte dorsal y su tonalidad corresponde a 7-8 flavus. Ventralmente, la parte media anterior es blanquecina y la posterior más oscura,

distinguiéndose con claridad las asas intestinales. La distancia de la nariz al ojo es el doble que la de la nariz al borde anterior de la boca; esta última distancia es igual a la que separa los ojos. El espiráculo de posición media lateral se ubica a la izquierda y no es visible en vista dorsal. El ano ubicado hacia la derecha, desemboca en el nacimiento de la aleta ventral. El área de los miótomos de la cola presenta melanóforos que tienden a formar pequeños grupos en la región media superior. La aleta dorsal presenta también estas agrupaciones que van decreciendo a medida que se van acercando a la aleta ventral. La terminación de la cola es redondeada y se ven con claridad en ella los vasos sanguíneos. La boca es de posición subterminal y está bien desarrollada en este estado. Se encuentra rodeada de una a dos hileras de papilas que desaparecen en el tercio superior del disco bucal. Los bordes de las mandíbulas están aserrados. La fórmula de la distribución de los dientecillos córneos es la siguiente:



Las larvas viven en pequeñas lagunas donde la corriente es escasa o nula y cuya temperatura es de 12°C (marzo de 1969). En el laboratorio se las ha alimentado con algas verdes filamentosas y pequeñas hojas de *Elodea* sp.; con esta alimentación continúan perfectamente su crecimiento y llegan a metamorfosearse.

IV. DISCUSION

Las observaciones sobre el desarrollo de Batrachyla antartandica BARRIO presentan algunos puntos interesantes de analizar.

Las posturas de huevos en terreno vegetal húmedo y su consiguiente evolución intracapsular en el medio terrestre implican la presencia de algunos fenómenos adaptativos en los embriones y larvas jóvenes (estado I).

Las branquias externas tienen una duración relativamente corta (96 horas), un desarrollo escaso (0,45 mm de largo el primer par de branquias y 0,25 mm el segundo par) y muy pocas ramificaciones.

La lámina caudal (2,30 mm de ancho) está muy vascularizada, y cerca de ella se sitúan grumos de color blanquecino, los cuales se hacen más densos a medida que finaliza la fase de desarrollo en tierra.

La boca aunque bien estructurada al final del desarrollo embrionario, tiene sus dientecillos muy poco desarrollados antes de la eclosión.

Las ventosas tienen un desarrollo normal en la fase embrionaria, pero durante el período larvario intracapsular involucionan lentamente.

Aunque por el momento no se ha aclarado el significado de estas adaptaciones, se pueden hacer algunas interpretaciones acerca de ellas. La cola en la cual se envuelve parcialmente la larva joven podría funcionar como órgano accesorio de la respiración que vendría a compensar el escaso desarrollo branquial. Esto se justificaría plenamente, ya que nunca las branquias están en contacto con el medio acuático y siempre la eclosión se ha observado cuando el sistema branquial externo ha desaparecido, ya sea después de la implantación del sifón o al comienzo de la vida larvaria.

Los grumos de sustancias blanquecinas ubicados alrededor de la lámina caudal se interpretan como catabolitos no tóxicos que no dañan la vida ni el desarrollo de las jóvenes larvas (estado I).

El escaso desarrollo de los dientecillos córneos de la boca se justifica, pues en la larva encapsulada no son necesarios, ya que se está nutriendo de su abundante vitelo.

Durante la segunda fase del desarrollo, en el medio acuático, no se han encontrado modificaciones que se aparten del tipo general de larva que hay en los anuros.

El ciclo de desarrollo de Batrachyla antartandica Barrio, es muy similar al que presenta Eupsophus taeniatus Girard, cuya descripción y análisis lo han hecho Cei & Capurro (1958). En esta última especie se encuentra una primera fase similar a la descrita para Batrachyla antartandica Barrio; una segunda fase de resistencia adaptativa terrestre (no observada en el animal en estudio) y una tercera fase acuática parecida a la de Batrachyla antartandica Barrio.

Se piensa que si las larvas encapsuladas de Batrachyla antartandica Barrio estuvieran en condiciones menos favorables de desarrollo, es decir, menor humedad y ausencia de agua, entrarían en una fase de resistencia similar a la segunda etapa descrita para el desarrollo de Eupsophus taeniatus Girard. Potencialmente, las larvas estarían preparadas para entrar en una etapa de resistencia en tierra, pues poseen abundante vitelo y el líquido intracapsular aceptaría mayor cantidad de grumos de sustancias blanquecinas, las que en el momento de la eclosión no son relativamente abundantes. Esta etapa estaría limitada finalmente por la ausencia de reservas tróficas y el exceso de sustancias que se acumularían en el líquido intracapsular.

En relación con la época de reproducción, Barrio (1967) indica que queda limitada a enero y febrero. Nuestras colectas de machos con callosidades nupciales en el mes de diciembre, enero y marzo, hembras con oocitos en el oviducto y «útero» en el mes de diciembre y oviposturas espontáneas en el terrario en diciembre y marzo, indican que el período de reproducción estaría comprendido entre diciembre y marzo. Existe la posibilidad de que la época de reproducción no esté claramente definida aún; en general se piensa que puede comenzar a mediados de la primavera y finalizar a fines de verano. Esto por lo menos puede ocurrir en el lugar donde se han hecho las colectas (Cordillera Pelada).

Otros hechos de interés relacionados con la reproducción de Batrachyla antartandica Barrio, se refieren al dimorfismo en el tamaño de machos y hembras y a las callosidades nupciales de los machos. Con respecto a este último punto Barrio (1967) describe solamente callosidades nupciales en los primeros dedos de cada mano. Fuera de constatar este hecho, también se han encontrado estas queratinizaciones en la falange proximal del segundo dedo, eso sí

que su presencia ha sido confirmada en 7 ejemplares de un total de 20 machos examinados. Vale la pena aquí hacer una muy breve comparación entre las callosidades sexuales de los dedos de Batrachyla antartandica Barrio y Batrachyla leptopus Bell. En esta última especie las queratinizaciones del segundo dedo están muy expandidas, ocupando las superficies dorsal e interna, hasta la mitad de la falange distal. En la especie descrita por Barrio, las queratinizaciones del segundo dedo se ubican en el borde interno de la falange proximal y forman una línea muy delgada. Las callosidades sexuales del primer dedo son relativamente iguales.

En relación con el dimorfismo en el tamaño y las proporciones del cuerpo, se piensa que las medidas dadas en el Cuadro 1 son un leve indicio de la existencia de esta diferencia. De todas maneras esto se aclarará definitivamente

midiendo más ejemplares.

La modalidad de la cópula según Barrio (1967) se realiza por "amplexus" inguinal. Los autores han observado una sola pareja copulando y el macho abraza a la hembra con un fuerte "amplexus" axilar.

V. RESUMEN

Se estudia el ciclo de desarrollo de Batrachyla antartandica Barrio; éste se realiza en una etapa terrestre y otra acuática. En la primera de ellas transcurre todo el desarrollo embrionario y el primer estado de la metamorfosis. En la fase acuática se realiza el resto de la metamorfosis. Se interpretan las adaptaciones que se producen en la etapa terrestre y se discute la posibilidad de que Batrachyla antartandica Barrio pase por una segunda etapa similar a la que se ha descrito en Eupsophus taeniatus Girardo.

Se agregan algunas notas sobre dimorfismo sexual, reproducción y distribución geográfica.

VI. BIBLIOGRAFÍA

BARRIO, A.

1967. Observaciones etoecológicas sobre Hylorina sylvatica Bell (Anura, Leptodactylidae). Physis, XXVII, 74: 153-157.

BARRIO, A.

 Batrachyla antartandica n. sp. (Anura, Leptodactylidae) descripción y estudio comparativo con la especie genotípica, B. leptopus Bell. Physis, XXVII, 74: 101-109.

CAPURRO, L. F.

1958. Nota sobre la ovipostura y desarrollo de Eupsophus taeniatus (Girard). Inv. Zool. Chil. 4: 208.

CEI & CAPURRO

1958. Biología y desarrollo de Eupsophus taoniatus (Girard). Inv. Zool. Chil. 4: 150-182. JORQUERA & IZQUIERDO

1964. Tabla de desarrollo normal de Calyptocephalella gayi (rana chilena). Biol. 34:

PACLT, I.

1958. Farbenbestimmung in der Biologie. Jena.

PFLAUMER

1934. Biologisches Beobachtungen an Rhinoderma darwinii D.B. Der Zoolog. Garten. 7: 131-134.

RUCH, R.

1948. Experimental Embriology. Minneapolis.

SCHMIDT, K. P.

1954. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948/49, I3. Amphibia, Salientia Lunds Universit. Arskrift., N.F., 2, 49, 19: 3-6.

TAYLOR & KOLLROS

1946. Stages in the normal development of Rana pipiens larvae. Anat. Rec. 94: 7.

WILHELM, O.

1927. La Rhinoderma darwinii D. & B. Bol. Soc. Biol. Concepción. I, 1-2: 3-31.

1932. Nuevas observaciones acerca de la neomelia de Rhinoderma darwinii D. & B. Rev. Chil. Hist. Nat. 36: 116-170.